

dirigés de bas en haut, n'atteignent que le voisinage du foyer. En d'autres termes : lorsque les périclines se sont suffisamment écartés les uns des autres au-dessous du centre de courbure, les divisions cellulaires correspondantes ont toujours lieu de telle sorte que les nouveaux périclines doivent s'intercaler entre eux. Il en est de même pour les anticlines Aa. On remarque facilement dans notre schéma (Fig. 111) qu'autour du foyer commun de tous les anticlines et périclines les courbures des lignes de construction sont particulièrement fortes. »

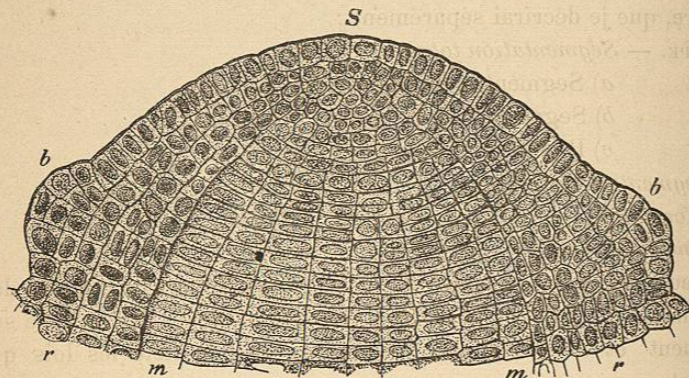


FIG. 112. -- Coupe longitudinale à travers le point végétatif d'un bourgeon d'hiver du sapin pectiné (*Abies pectinata*). Grossissement : environ 200 diamètres. D'après Sachs, fig. 285. S, sommet du point végétatif ; b, b, jeunes feuilles ; r, r, écorce ; m, m, moelle.

« Les centaines de coupes longitudinales et médianes passant par les points végétatifs de bourgeons et de racines, coupes qu'ont figurées les différents auteurs sans qu'ils aient reconnu, même d'une façon éloignée, le principe en question, correspondent à la construction que je viens de faire connaître et démontrent l'exactitude de son principe. »

Enfin, une quatrième loi que BALFOUR (VI, 3) a formulée est celle-ci : *La rapidité avec laquelle une cellule se divise est proportionnelle à la concentration du protoplasme qu'elle contient. Les cellules riches en protoplasme se divisent plus rapidement que les cellules qui ont peu de protoplasme tout en ayant plus de vitellus.* Cette loi s'explique par ce fait que dans le processus de la division seul le protoplasme est actif ; le vitellus est une substance passive dont la force d'inertie doit être vaincue par la substance active. Le travail que doit exécuter le protoplasme dans la division est donc d'autant plus grand que la cellule renferme plus de vitellus ; dans certains cas même, il peut être si grand que la division ne peut être conduite jusqu'au bout. C'est ce qui arrive fréquemment dans les œufs à pôles différenciés, lorsque la majeure partie du protoplasme est concentrée au pôle animal. Alors la division se restreint à cette partie de la cellule, tandis

que l'hémisphère végétatif ne se divise pas en cellules. La segmentation totale se trouve alors transformée en une segmentation incomplète ou partielle. Dans la nature, ces deux formes extrêmes sont reliées par des transitions.

## 2° Aperçu des différents modes de division cellulaire

On peut résumer de la manière suivante les différentes modes de division cellulaire, que je décrirai séparément :

I. TYPE. — Segmentation totale ;

a) Segmentation égale ;

b) Segmentation inégale ;

c) Bourgeonnement ;

II. Segmentation partielle ;

III. Formation simultanée de plusieurs cellules ;

IV. Division de réduction.

Les œufs des animaux nous offrent les plus nombreux exemples des différents modes de division, parce que, dans les œufs, les divisions se suivent rapidement et nous laissent reconnaître avec netteté les lois qui les régissent.

### I a. — SEGMENTATION ÉGALE

Dans la segmentation égale, l'œuf, quand il possède une forme sphérique comme c'est habituellement le cas, se segmente d'abord en deux hémisphères. Lors de la seconde division, le fuseau nucléaire doit, conformément aux lois que nous avons fait connaître, se placer parallèlement à la surface de contact des hémisphères, de sorte que chacun de ceux-ci se divise en deux quarts de sphère ou quadrants. A la troisième division, l'axe du fuseau doit coïncider avec l'axe de chaque quadrant, ce qui amène la division de ce dernier en deux octants. Il en résulte que, lors du deuxième et du troisième stade de la segmentation, la position occupée par le deuxième et le troisième plan de division, l'un par rapport à l'autre et par rapport au premier plan de division, est absolument régulière. *Le deuxième plan de division coupe toujours le premier en deux moitiés égales et à angles droits ; mais le troisième plan est perpendiculaire aux deux premiers et passe par le milieu de l'axe suivant lequel ils se coupent.* Si l'on désigne les extrémités de cet axe sous le nom de pôles de l'œuf, alors les deux premiers plans de division sont méridiens, et le troisième équatorial.

Après la deuxième division déjà, on observe dans beaucoup de cas des

déplacements des quatre blastomères, déplacements dont la conséquence est que les sillons provenant de la deuxième division ne se coupent plus en un point aux pôles de l'œuf, mais qu'ils tombent à quelque distance du pôle sur le premier sillon méridien formé (Fig. 113). Il en résulte

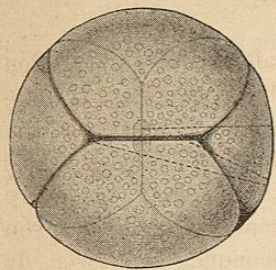


FIG. 113. — Œuf de *Sagitta* segmenté en quatre et vu par le pôle animal. Grossissement : 160 diamètres. HERTWIG, pl. V, fig. 5.

la formation d'une ligne plus ou moins longue, que l'on appelle *ligne de scission*. C'est ce que j'ai observé (VI, 30 b) de la façon la plus nette dans les œufs de *Sagitta* (Fig. 113).

Peu de temps après que la deuxième segmentation est achevée dans l'œuf de *Sagitta*, les quatre cellules ou blastomères sont disposées (Fig. 113) de telle sorte que deux d'entre elles seulement se touchent au pôle animal suivant un sillon transversal court, qui est la *ligne de scission du pôle animal*; les deux autres blastomères touchent aux deux extrémités de cette ligne par une extrémité effilée qui n'arrive pas jusqu'au pôle animal. Les mêmes dispositions existent au pôle végétatif, mais ici ce sont les deux blastomères qui n'atteignent pas le pôle animal qui se touchent suivant une *ligne de scission du pôle végétatif*. Cette ligne est toujours orientée par rapport à la ligne de scission du pôle animal, de telle sorte que, projetées dans un même plan, ces deux lignes se croiseraient à angles droits. Les quatre cellules provenant de la segmentation en quatre ne constituent donc pas des quarts de sphère réguliers. Chacune d'elles possède une extrémité tronquée et une extrémité effilée ou aiguë, dirigées vers les pôles de l'œuf. Les deux cellules, dérivant d'un même hémisphère, sont donc groupées de telle sorte qu'elles regardent par leurs extrémités tronquées ou par leurs extrémités aiguës vers des directions opposées.

Une disposition semblable des quatre premiers blastomères se rencontre dans d'autres œufs : RAUBL l'a observée dans les œufs de *Planorbis*; RAUBER (VI, 56) l'a décrite dans les œufs de la Grenouille, où il l'a étudiée d'une façon détaillée.

Dans les œufs ellipsoïdaux, chez lesquels, conformément à notre loi, le premier plan de segmentation est transversal par rapport au grand axe de l'œuf, il s'accomplit, pendant la deuxième segmentation qui a lieu perpendiculairement à la première, des déplacements importants : il en résulte

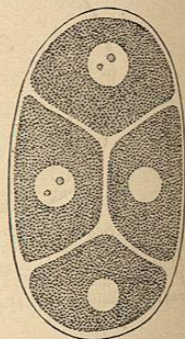


FIG. 114. — Œuf d'*Ascaris nigrovenosa* segmenté en quatre. D'après AUERBACH, pl. IV, fig. 19.

la production de lignes de scission que l'on comprendra aisément sans plus ample explication en examinant la figure 114.

#### I b. — SEGMENTATION INÉGALE

On peut facilement dériver la segmentation inégale de la segmentation égale. Le plus souvent, elle est due à cette circonstance que dans la cellule le protoplasme et les éléments vitellins ne sont pas uniformément répartis. Je prendrai pour exemple l'œuf de Grenouille à pôles différenciés. Dans cet œuf, comme nous l'avons vu déjà, le noyau est situé dans l'hémisphère animal dirigé vers le haut (p. 205). Lorsqu'il se prépare à se diviser, son axe ne peut plus coïncider avec un diamètre quelconque. En raison de la répartition inégale du protoplasme dans l'œuf, il se trouve soumis à l'influence de la partie plus riche en protoplasme et pigmentée de l'œuf, laquelle repose comme une calotte sur la partie plus riche en deutoplasme. La première, à cause de son moindre poids spécifique, est dirigée horizontalement et vers le haut (Fig. 115, A). Or, dans un disque protoplasmique

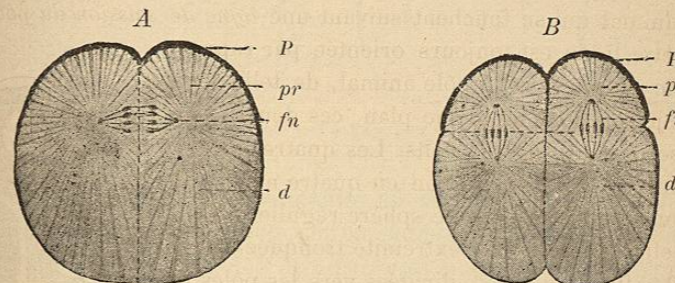


FIG. 115. — Schéma de la segmentation de l'œuf de la Grenouille. O. HERTWIG, Embryologie, fig. 31. A, premier stade de la segmentation. B, troisième stade de la segmentation. Les quatre blastomères provenant du deuxième stade de la segmentation commencent à se diviser en huit blastomères, par un sillon équatorial. P, surface pigmentée de l'œuf, au pôle animal; pr, hémisphère riche en protoplasme; d, l'autre hémisphère riche en deutoplasme; fn, fuseau nucléaire.

horizontal, le fuseau nucléaire se place horizontalement : le plan de segmentation doit donc être vertical. Il commence d'abord à se montrer un léger sillon au pôle animal, parce que ce pôle est plus soumis à l'influence du fuseau nucléaire qui l'avoisine et qu'il renferme plus de protoplasme, dont procèdent les phénomènes de mouvement lors de la division. Ce sillon s'approfondit lentement de haut en bas et gagne le pôle végétatif.

Les deux hémisphères provenant de la première segmentation se composent d'un quart de sphère plus riche en protoplasme, dirigé vers le haut, et d'un quart de sphère dirigé vers le bas et plus pauvre en protoplasme. C'est ce qui détermine d'abord la position et ensuite l'axe du noyau dans

la deuxième segmentation. D'après la loi que nous avons mentionnée plus haut, il faut chercher les noyaux dans les quarts de sphère plus riches en protoplasme; l'axe du fuseau doit être parallèle au grand axe de ce quart de sphère; il doit donc être horizontal. Le deuxième plan de division est donc vertical comme le premier, qu'il coupe à angle droit.

Lorsque la deuxième segmentation est achevée, l'œuf de Grenouille se compose donc de quatre quarts de sphère séparés par deux plans de segmentation verticaux et possédant deux pôles d'inégale valeur, dont l'un, plus riche en protoplasme et plus léger, est dirigé vers le haut, tandis que l'autre, plus riche en vitellus et plus lourd, est dirigé vers le bas. Dans l'œuf à segmentation égale, nous avons vu que les axes des fuseaux nucléaires, lors de la troisième division, se placent parallèlement à l'axe longitudinal des quatre premiers blastomères. C'est aussi le cas ici, mais avec une légère modification (Fig. 115, B). La moitié supérieure de chaque

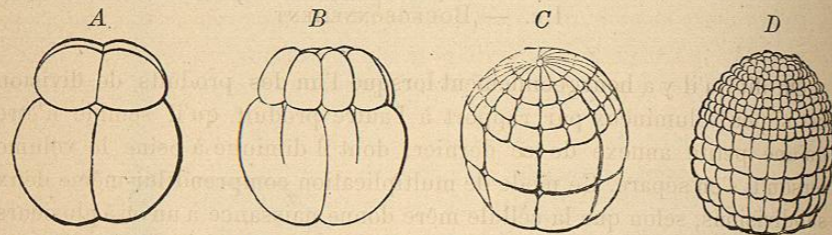


FIG. 116. — Stades de la segmentation de l'œuf de *Petromyzon*. Figure empruntée à HATSCHER (fig. 72); A et B, d'après SHIPLEY; C et D, d'après M. SCHULTZE.

blastomère étant plus riche en protoplasme, le fuseau nucléaire ne peut pas, comme dans l'œuf à segmentation égale, occuper le milieu du blastomère, mais il doit être plus rapproché du pôle animal de l'œuf. En outre, il se place à peu près verticalement, parce que les quatre blastomères de

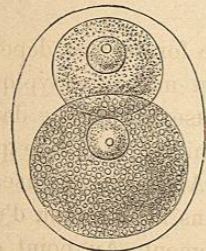


FIG. 117. — Œuf de *Fabricia* segmenté en deux. D'après HECKEL.

l'œuf de la Grenouille, à cause de l'inégale densité de leurs deux moitiés, sont orientés d'une façon plus fixe dans l'espace. Il en résulte que le troisième plan de segmentation doit être horizontal (Fig. 116, A) et doit, en outre, être situé au-dessus de l'équateur de l'œuf, plus ou moins près du pôle animal. Les produits de cette division ont donc une taille et une constitution très différentes et c'est pour ce motif que l'on désigne sous le nom d'INÉGALE cette forme de la segmentation. Les quatre segments ou blastomères dirigés vers le haut sont plus petits et plus dépourvus de vitellus que les quatre segments inférieurs, qui sont plus volumineux et plus riches en vitellus. On désigne les premiers sous le nom de cellules

animales, et les seconds, sous le nom de cellules végétatives, parce que ces éléments sont dirigés respectivement vers le pôle animal et vers le pôle végétatif de l'œuf.

Dans la suite du développement (Fig. 116, B, C, D), la distinction entre les cellules animales et les cellules végétatives devient de plus en plus grande, les cellules plus riches en protoplasme se divisent plus rapidement et plus fréquemment, ainsi que nous l'avons fait ressortir plus haut.

Les œufs ellipsoïdaux peuvent aussi présenter la segmentation inégale. C'est ainsi que l'œuf de *Fabricia* (Fig. 117), à cause de l'accumulation du vitellus à l'un de ses pôles (Fig. 109), se divise en une cellule plus petite et plus riche en protoplasme et en une cellule plus volumineuse et plus riche en vitellus. Ces deux cellules ne se divisent pas aussi rapidement l'une que l'autre, dans la suite du développement.

#### I c. — BOURGEONNEMENT

On dit qu'il y a bourgeonnement lorsque l'un des produits de division est si peu volumineux par rapport à l'autre produit qu'il semble n'être qu'une petite annexe de ce dernier, dont il diminue à peine le volume lorsqu'il s'en sépare. Ce mode de multiplication comprend lui-même deux subdivisions, selon que la cellule mère donne naissance à un ou à plusieurs bourgeons à la fois.

Dans le règne animal le bourgeonnement joue un rôle dans la maturation de l'œuf et conduit à la formation des *corpuscules de direction* ou *cellules polaires*. Sous ce nom on désigne deux ou trois sphérules, composées de protoplasme et de substance nucléaire et ayant, par conséquent, la valeur de petites cellules: elles siègent fréquemment en dedans de la membrane vitelline au pôle animal de l'œuf. Voici quelle est la marche de ce processus de bourgeonnement.

Pendant que la vésicule germinative se résout, il se forme aux dépens des parties constitutives de son contenu un fuseau nucléaire typique avec deux radiations polaires à ses extrémités. Ce fuseau chemine dans le vitellus (Fig. 118, I) et gagne peu à peu le pôle animal jusqu'à ce que l'une de ses extrémités touche à la surface de l'œuf. Arrivé là, le fuseau se place de telle sorte que son grand axe se trouve dans la direction d'un des rayons de l'œuf. Bientôt commence le bourgeonnement. Au point où l'un des pôles de la figure nucléaire touche à la surface, le vitellus se soulève en petit mamelon, dans lequel s'engage la moitié du fuseau (Fig. 118, II).

Le mamelon s'étrangle ensuite à sa base et se sépare du vitellus en entraînant la moitié du fuseau: il se forme donc ainsi une très petite cellule

(Fig. 118, III). Le même phénomène se répète une seconde fois (Fig. 118, IV à VI), après que la moitié du fuseau restée dans l'œuf s'est retransformée en un fuseau complet, sans cependant avoir repassé au préalable par un stade de repos, vésiculeux, du noyau. Nous reviendrons plus loin, sur les détails de ce processus, en ce qui concerne le fuseau nucléaire.

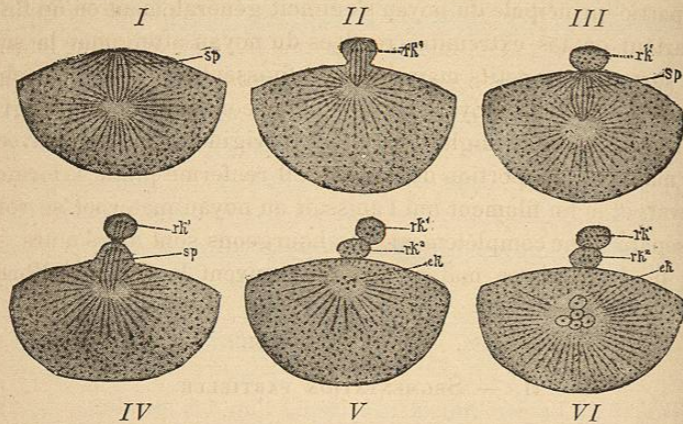


Fig. 118. — Formation des cellules polaires chez *Asterias glacialis*. O. HERTWIG, Embryol., fig. 13. Dans la figure I, le fuseau nucléaire (sp) a atteint la surface de l'œuf. Dans la figure II, il s'est forcé à la surface de l'œuf un petit mamelon (rk') renfermant la moitié du fuseau. Dans la figure III, ce mamelon s'est séparé par étranglement et constitue une cellule polaire (rk'). Aux dépens de la moitié interne du fuseau nucléaire primitif s'est formé un nouveau fuseau complet (sp). Dans la figure IV, nous voyons la première cellule polaire soulevée par un second mamelon qui, dans la figure V, s'est à son tour séparé de l'œuf par étranglement et constitue la seconde cellule polaire (rk<sup>2</sup>). Le restant du second fuseau s'est transformé, dans la figure VI, en le noyau ovulaire (ek).

On observe fréquemment des phénomènes de bourgeonnement dans certains groupes d'organismes monocellulaires. Je prendrai comme second

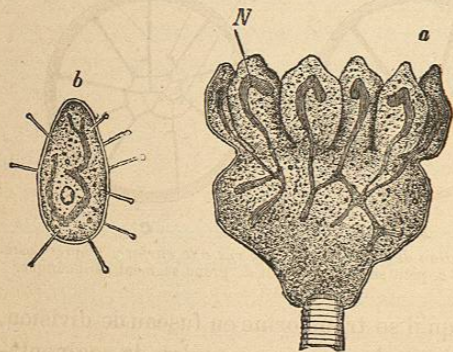


Fig. 119. — Bourgeonnement cellulaire. *Podophrya gemmipara* avec bourgeons. R. HERTWIG, Zool., fig. 24. a, bourgeons qui se détacheront et se transformeront en jeunes individus libres b. N, noyau.

exemple la *Podophrya gemmipara*, Acinète marine qui a été étudiée par R. HERTWIG (VI, 35), et qui se fixe à d'autres objets par un pédicule situé à l'extrémité postérieure de son corps. A son extrémité antérieure, libre, qui porte des filaments préhensiles et des tubes suceurs, il se forme souvent huit à douze bourgeons, disposés en une couronne qui ne laisse libre que le centre de l'extrémité libre de l'organisme. Le noyau est ici particulièrement intéressant. Aussi longtemps que la *Podophrya* est jeune et

n'a pas encore commencé à bourgeonner, le noyau a, comme chez une foule d'Infusoires, la forme d'une bandelette contournée en fer à cheval (Fig. 119 b). Plus tard il émet de nombreux prolongements qui se dirigent verticalement vers l'extrémité libre du corps de l'organisme. Ces prolongements ne tardent pas à se renfler en massue à leur extrémité, pendant que leur union avec la partie principale du noyau s'amincit généralement en un fin filament. Partout où les extrémités renflées du noyau atteignent la surface libre, se forment de petits mamelons qui finissent par renfermer chacun une extrémité renflée du noyau. Chaque bourgeon ainsi formé s'agrandit encore un peu, puis s'étrangle à son point d'origine, à son union avec l'organisme maternel. La portion de noyau qu'il renferme prend la forme d'un fer à cheval, et le fin filament qui l'unissait au noyau maternel se rompt : il s'en sépare donc complètement. Les bourgeons sont alors mûrs ; ils se séparent de l'organisme maternel et se meuvent longtemps, librement dans l'eau de la mer.

## II. — SEGMENTATION PARTIELLE

Sauf chez quelques Protozoaires (*Noctiluca*), la segmentation partielle ne se présente que dans les œufs. On peut la dériver de la segmentation inégale. Elle a lieu lorsque la quantité de vitellus est devenue très considérable et qu'une partie du protoplasme s'en est nettement séparée et s'est accumulée au pôle animal en un disque germinatif (Fig. 108). Le noyau doit

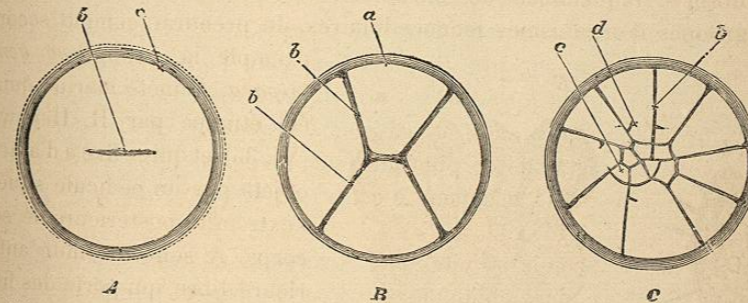


Fig. 120. — Les premiers stades de la segmentation de l'œuf de la Poule vus à la surface. D'après COSTE. a, bord du disque germinatif. b, sillon vertical. c, petit segment central. d, grand segment périphérique.

siéger au milieu du disque et, lorsqu'il se transforme en fuseau de division, ce dernier prend une position horizontale. Le premier plan de segmentation est donc vertical et apparaît d'abord, comme dans l'œuf à segmentation inégale (Fig. 92), au pôle animal et au milieu du disque (Fig. 120, A ; 121, A). Mais, tandis que dans l'œuf à segmentation inégale le sillon s'approfondit et finit par atteindre le pôle végétatif, ici il ne divise que le